BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 37 — N° 3, 1965, pp. 469-475.

CYCLE DU RHIZOCÉPHALE HERMAPHRODITE CHTHAMALOPHILUS DELAGEI *J. BOCQUET-VÉDRINE, PARASITE EXTERNE DU CIRRIPÈDE OPERCULÉ* CHTHAMALUS STELLATUS *(POLI)*

Par J. BOCQUET-VÉDRINE

A la suite du mémoire magistral d'Yves Delage (1884) sur l' « Évolution de la Sacculine », étude dont les conclusions essentielles furent étendues par Smith (1906) aux Peltogasteridae, les zoologistes, dans leur très grande majorité, ont admis que les Rhizocéphales suivaient tous un cycle de développement identique à celui des Sacculinidae, c'est-à-dire comportant une phase d'endoparasitisme complet (Rhizocéphale interne), la fixation de la cypris et la pénétration de la larve kentrogone se faisant à la base d'une soie, n'importe où, à l'exception de la surface ventrale de l'abdomen, sur le crabe hôte, c'est-à-dire en un point totalement indépendant du lieu de sortie du Rhizocéphale externe.

Seuls quelques auteurs comme Häfele (1911), puis Guérin-Ganivet (1911) critiquèrent cette généralisation, estimant que certains Rhizocéphales, dépourvus de larves kentrogones, ne passaient pas par un stade endoparasite et que, corrélativement, leur développement se déroulait au point même de fixation larvaire. Mais la biologie des genres auxquels ils se référaient (notamment *Thompsonia* Kossmann, mais on pouvait aussi penser à *Mycetomorpha* Potts et à *Duplorbis* Smith, ce dernier genre n'étant en fait généralement classé qu'en *incertae sedis* au voisinage des Rhizocéphales) était (et demeure) si imparfaitement connue que leurs réserves tombèrent dans l'oubli, jusqu'à la découverte récente de *Chthamalophilus delagei* Bocquet-Védrine, Rhizocéphale ectoparasite vivant sur le Cirripède Operculé *Chthamalus stellatus* (Poli).

Ce parasite, que j'ai eu la chance de découvrir en 1955, à proximité immédiate de la Station Biologique de Roscoff, et qui n'est d'ailleurs connu jusqu'ici que du district de Roscoff, est sans doute le Rhizocéphale le plus abondant dans cette région bretonne, étant donné le taux relativement élevé du parasitisme (jusqu'à 2 %) et la densité des populations de l'hôte.

La partie apparente d'un parasite adulte est un sac arrondi ou légèrement oblong (ne dépassant pas 1,5 mm dans sa plus grande dimension),

dépigmenté, fixé, en général latéralement, sur la masse viscérale du Chthamale. Le corps du *Chthamalophilus* adulte comprend, en fait, comme celui de tous les Rhizocéphales, trois régions :

1° une région trophique, homologue des racines des autres Rhizocéphales, mais se présentant sous l'aspect d'une masse globuleuse, incomplètement subdivisée en lobes ; cette région, bien que topographiquement infère par rapport à la surface de l'hôte, demeure constamment externe, l'épithélium du Chthamale étant simplement refoulé au niveau où le parasite est ancré ;

2° un pédicule, entouré d'un manchon cuticulaire épais, soudé à sa base au tégument du Chthamale ; le squelette pédiculaire est permanent, mais le pédicule subit une croissance en longueur corrélative des mues du sac extérieur, un nouvel anneau cuticulaire se formant à son extrémité distale lors de chaque cycle de sécrétion de la cuticule du sac extérieur ;

3° un sac extérieur, limité par une cuticule ou, plus souvent, par deux couches cuticulaires distinctes. La croissance de ce sac extérieur est assurée par des mues successives, l'exuviation très retardée expliquant la présence d'un double revêtement cuticulaire pendant presque toute la durée du cycle d'intermue.

Ce sac supère renferme :

— un ovaire, appendu par un mésentère à la paroi du sac, presque à l'opposé du pédicule ;

— une cavité incubatrice non revêtue de chitine, communiquant avec l'extérieur par un canal mésentérique ;

— un ganglion nerveux extrêmement rudimentaire, situé à proximité de l'orifice cloacal ;

— un testicule constitué par des îlots spermatogènes libres dans la cavité incubatrice.

La dégradation parasitaire de *Chthamalophilus* est donc poussée particulièrement loin, en comparaison de celle des Rhizocéphales classiques, puisqu'il n'existe ni canaux déférents, ni oviductes, ni glandes collétériques.

Il est malheureusement impossible de suivre *in vivo* le développement de *Chthamalophilus* ; cependant, l'étude de très nombreux individus, à tous les stades, permet une reconstitution très complète du cycle de ce parasite ; elle prouve, d'une part, que ce cycle ne comporte aucune phase endoparasitaire et établit, d'autre part, que *Chthamalophilus* est un authentique hermaphrodite.

Malgré la petitesse des œufs de *Chthamalophilus* (35 à 45 μ de diamètre) et leur pauvreté relative en vitellus, le développement embryonnaire de *Chthamalophilus* est tout à fait comparable, à ses débuts, à celui de *Sacculina carcini* Thompson (Bocquet-Védrine, 1964) ou à celui des Peltogasteridae, dont la gastrulation, en dépit des assertions de Smith, reproduites sans modification, malgré les réserves de Krüger (1940), par des

auteurs très récents, est typiquement épibolique. L'identité rigoureuse des processus de segmentation chez *Chthamalophilus* et *Sacculina* apporte en tout cas, s'il en était besoin, une preuve complémentaire de l'appartenance aux Rhizocéphales du genre *Chthamalophilus*.

Cependant, le développement embryologique de *Chthamalophilus* n'aboutit pas à un stade nauplien : il conduit directement à une larve cypris très petite, ne dépassant pas 70 μ de longueur, mais fort régressée, puisqu'elle ne possède qu'une paire d'appendices, les antennules, toute trace de pattes thoraciques ayant disparu.

La biologie des cypris de *Chthamalophilus*, très passives et dotées d'une vie libre très courte, explique que le parasite ne puisse se maintenir que dans des populations très denses de Chthamales, ces hôtes sessiles assurant vraisemblablement, par les battements de leurs cirres, leur propre infestation.

La fixation de la cypris sur le Chthamale s'opère sans qu'il y ait passage par un stade kentrogone : je n'ai jamais décelé, sur aucune des cypris les plus âgées que j'ai pu observer, le moindre indice de différenciation d'un dard ; la cypris de *Chthamalophilus* reste toujours akentrogone.

Le plus jeune stade parasitaire rencontré offre l'aspect d'un nodule ellipsoïdal mesurant 34 μ dans sa plus grande dimension et ne comportant qu'un tout petit nombre de cellules en tous points identiques à un groupe de cellules-souches aisément repérables dans la cypris ; ces amas cellulaires que représentent les parasites très jeunes sont comme déposés à la surface tégumentaire du Chthamale et englués dans une substance très probablement sécrétée par les glandes cémentaires lors de la fixation cypridienne : ils restent donc bien externes par rapport à l'hôte.

Ces stades parasitaires primordiaux ne possèdent pas de nucléus. Le nucléus apparaît, tout d'abord, sous la forme d'un nodule dont les cellules se disposent ensuite sur un seul rang, entourant un espace qui représente un début de formation de la cavité incubatrice. Une invagination, dans cet espace, de certaines cellules du nucléus est à l'origine de l'ovaire. Il semble que, dès ce moment, les cellules germinales mâles viennent, à la suite d'une migration, tapisser la paroi interne de la future cavité incubatrice.

Pendant toute la durée de la différenciation du nucléus, le parasite reste entièrement infère et logé dans une crypte épithéliale de l'hôte, obturée par un opercule chitineux. A aucun moment n'apparaît de cavité périsomatique.

Lors de l'extrusion du nucléus, l'ovaire occupe une position juxtapédiculaire dans un sac externe, encore complétement clos, le canal mésentérique n'étant pas formé. Les cellules souches qui sont à l'origine du testicule n'ont elles-mêmes pas commencé à évoluer.

Le passage de l'état juvénile à l'état adulte est marqué essentiellement : 1° — par une rotation de près de 180° de l'ovaire ; 2° — par la percée tardive du canal mésentérique ; 3° — par le développement et l'évolution du testicule ; 4° — par la formation du ganglion nerveux.

C'est à l'orifice interne du canal mésentérique, sur la paroi du sac, que commence à se développer le testicule juvénile bien avant que le

cloaque soit ouvert. D'abord d'aspect massif, le testicule se pédiculise peu à peu et se sépare finalement de la paroi. Des cellules nourricières y apparaissent qui entourent bientôt les éléments de la lignée germinale mâle. Finalement, le testicule se disloque en amas spermatogènes séparés les uns des autres, la structure testiculaire de l'adulte étant dès lors acquise.

Chez le *Chthamalophilus* adulte, l'ovaire et le testicule subissent une évolution cyclique qui s'accomplit simultanément et qui a pu être analysée grâce à une sériation des stades du développement embryonnaire qui se poursuit parallèlement dans la cavité incubatrice.

Aussitôt après la ponte, alors que les œufs subissent leurs divisions de maturation, les spermatozoïdes sont encore enfermés dans les îlots testiculaires. Dans l'ovaire, à la place des ovocytes mûrs, se constitue un tissu interstitiel important.

Peu après la fécondation, les îlots testiculaires sont vidés des spermatozoïdes qu'ils contenaient. Cependant, sous les cellules nourricières intactes, des spermatogonies assurent la pérennité des amas spermatogènes.

Pendant que s'effectue la gastrulation des embryons, les spermatogonies se multiplient dans les amas testiculaires, puis se transforment en spermatocytes qui subissent la première division de maturation. Dans le même temps, les cellules interstitielles de l'ovaire se sont histolysées et on observe, à leur place, une plage importante de substance hyaline qui envahit la plus grande partie de l'ovaire.

Chez les individus dont les embryons en incubation présentent déjà des ébauches antennulaires, le vide central des îlots spermatogènes est complètement comblé par des spermatocytes II. Dans l'ovaire, l'enrichissement en vitellus de la ponte en préparation est très avancé ; il s'est fait aux dépens de la substance hyaline qui est alors presque complètement résorbée.

Enfin, pendant que s'achève l'organogenèse embryonnaire, on peut observer la seconde division de maturation dans les îlots spermatogènes. Les ovocytes ont atteint leur taille définitive.

La spermiogenèse n'a lieu que lorsque les cypris sont sur le point d'être expulsées de la cavité incubatrice.

Grâce à l'observation d'individus adultes pendant le temps très court qui s'écoule entre la sortie des cypris rejetées hors de la cavité incubatrice et l'envahissement de cette cavité par la ponte suivante, j'ai pu vérifier que les îlots testiculaires restent enfermés dans la cavité incubatrice. Cette constatation, jointe à l'étude des cycles ovogénétique et spermatogénétique, apporte la preuve irréfutable de l'autofécondation chez *Chthamalophilus*. L'étude de l'ovaire, à ce stade d'ailleurs très rare, permet également de comprendre le mécanisme des pontes successives de *Chthamalophilus* malgré l'absence d'oviducte : avant même que les ovocytes mûrs soient libérés par dégénérescence de l'épithélium ovarique, un épithélium de néoformation se reconstitue entre la région profonde de l'ovaire et la génération des ovocytes sur le point d'être pondus.

Ichikawa et Yanagimachi (1958, 1960), puis Yanagimachi (1961) se sont efforcés de prouver que, chez *Peltogasterella gracilis* (Boschma) (syn. : *Peltogasterella socialis* Krüger), le testicule de l'espèce est en fait constamment stérile et joue exclusivement le rôle d'un réceptacle séminal dans lequel les cellules injectées par les mâles larvaires trouvent les conditions favorables à leur évolution spermatogénétique ; les femelles pondent, les unes exclusivement de gros œufs produisant de grandes cypris fonctionnant toutes comme mâles larvaires, les autres exclusivement de petits œufs se développant en petites cypris qui donneraient des femelles adultes, l'hermaphrodisme de l'espèce n'étant qu'apparent. Une interprétation parallèle d'un pseudo-hermaphrodisme a été récemment étendue par Bresciani et Lützen (1961) au cas d'un Copépode parasite : *Gonophysema gullmarensis* Bresciani et Lützen (1960). Il ne m'appartient pas, temporairement, de juger de l'exactitude des opinions des auteurs japonais en ce qui concerne les Rhizocéphales classiques. Je remarquerai cependant que, dans le cas de *Chthamalophilus*, les îlots spermatogènes, qui sont tout à fait comparables aux amas testiculaires interprétés comme provenant de mâles nains chez *Peltogasterella*, prennent indiscutablement naissance sur la paroi propre du parasite et que la spermatogenèse de ce dernier est en cours avant même que s'ouvre le canal mésentérique. Il semble donc n'y avoir aucun doute que *Chthamalophilus* représente un hermaphrodite véritable, ainsi d'ailleurs que *Thompsonia* (Reinhard et Stewart, 1956) dont l'autofécondation est non moins indiscutable, l'orifice de ponte ne s'ouvrant que très tardivement, juste pour permettre la sortie des larves cypris.

En apportant pour la première fois une justification incontestable aux conceptions systématiques de Häfele et de Guérin-Ganivet et une preuve formelle du diphylétisme des Rhizocéphales, la découverte du genre *Chthamalophilus* oblige à scinder les Rhizocéphales en deux groupes, sans doute très inégalement représentés, mais présentant pourtant la même importance théorique.

Dans mon travail de 1961, j'avais, conformément à la classification adoptée par Krüger (1940), considéré les Rhizocéphales comme un sous-ordre et, par voie de conséquence, leurs deux subdivisions comme deux super-familles des Kentrogonoidea et des Akentrogonoidea. Il semble que la majorité des Carcinologues modernes (voir Dahl, 1963) considère les Cirripèdes comme une sous-classe et que le rang de sous-ordre doive donc être attribué aux deux subdivisions de l'ordre des Rhizocéphales.

Ces modifications dans la hiérarchie taxonomique ne changent d'ailleurs pas pour autant les caractéristiques des deux groupes que l'on doit reconnaître aujourd'hui dans les Rhizocéphales :

1. Sous-ordre des Kentrogonides.

La définition de ce sous-ordre est identique à celle qui figure dans les traités classiques pour les Rhizocéphales.

Ce sous-ordre groupe, en effet, les cinq familles suivantes : Peltogasteridae Lilljeborg, Sacculinidae Lilljeborg, Lernaeodiscidae Boschma, Clistosaccidae Boschma, Sylonidae Boschma, dont les caractères essentiels sont l'existence d'une larve kentrogone et d'une phase endoparasitaire. Aucun parasite actuellement connu ne paraît correspondre au cas improbable imaginé par Guérin-Ganivet où une larve kentrogone, perforant les couches cuticulaires de son hôte, respecterait l'épithélium sous-jacent de ce dernier et assurerait ainsi le développement *in situ* de ce Rhizocéphale.

II. Sous-ordre des Akentrogonides.

Les Akentrogonides sont caractérisés par leurs cypris dépourvues de dard perforant, par leur ectoparasitisme obligatoire et par leur développement *in situ* sur leur hôte.

Dans l'état actuel de nos connaissances, le genre *Chthamalophilus*, pour lequel il est nécessaire de créer la famille nouvelle des Chthamalophilidae, est le seul représentant indiscutable de ce deuxième sous-ordre, auquel il sera peut-être possible, lorsque de nouveaux travaux auront comblé les lacunes présentes, d'intégrer *Thompsonia*, type probable d'une autre famille nouvelle. Il serait en tout cas vain de chercher, pour l'instant, à préciser la diagnose des Akentrogonides ; cette tâche reste soumise au succès de recherches futures, dont on peut espérer d'une part, qu'elles aideront à classer réellement *Mycetomorpha* et *Duplorbis*, parasites remarquables, qui temporairement restent en position d'*incertae sedis*, et d'autre part, qu'elles conduiront à la découverte de genres totalement insoupçonnés jusqu'ici.

Diagnose des Chthamalophilidae.

En dehors des caractères généraux des Akentrogonides, les Chthamalophilidae se définissent comme suit :

Parasites de Cirripèdes Operculés. La larve éclôt à l'état de cypris dont la vie libre est très brève. Au début de la vie parasitaire, les individus, totalement infères, sont protégés du milieu extérieur par un opercule chitineux.

Lors de son extrusion, le sac extérieur est loin de présenter son organisation définitive, l'ovaire devant subir une rotation de près de 180° et le canal mésentérique n'étant pas individualisé. Le développement d'un testicule pariétal survient également peu après l'extrusion du sac extérieur : il n'existe pas de canaux déférents. Chez l'adulte, le testicule, détaché de la paroi, se présente sous forme d'îlots spermatogènes qui assurent, pendant toute la durée de la vie de l'animal, l'autofécondation des pontes successives. Il n'y a ni oviducte, ni glandes collétériques. Le ganglion nerveux est pariétal ; le pédicule s'accroît en longueur au cours de la vie du parasite.

BIBLIOGRAPHIE

BOCQUET-VÉDRINE, J., 1957. — *Chthamalophilus delagei* nov. gen., nov. sp., Rhizocéphale nouveau parasite de *Chthamalus stellatus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **244**, pp. 1545-1548.

BOCQUET-VÉDRINE, J., 1961. — Monographie de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli). *Cah. Biol. Mar.*, **II**, pp. 455-593.

BOCQUET-VÉDRINE, J., 1964. — Embryologie précoce de *Sacculina carcini* Thompson. *Zoologische Mededelingen deel XXXIX Feestbundel II. Boschma, Rijksmuseum Van Natuurlijke Historie te Leiden*, pp. 1-11.

BRESCIANI, J. et LÜTZEN, J., 1960. — *Gonophysema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian *Ascidiella aspersa*. I. Anatomy. *Cah. Biol. Mar.*, **I**, pp. 157-184.

BRESCIANI, J. et LÜTZEN, J., 1961. — *Gonophysema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian *Ascidiella aspersa*. II. Biology and development. *Cah. Biol. Mar.*, **II**, pp. 347-371.

DAHL, E., 1963. — Main evolutionary lines among recent Crustacea. *Phylogeny and Evolution of Crustacea. Museum of Comparative Zoology, Special Publication*, pp. 1-15.

DELAGE, Y., 1884. — Évolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thomps.). Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2e partie, **II**, pp. 417-736, 9 pl.

GUÉRIN-GANIVET, J , 1911. — Contribution à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales. *Trav. Sci. Lab. Zool. Physiol. mar. Concarneau*, **3**, pp. 1-97.

HÄFELE, F., 1911. — Notizen über phylogenetisch interessante Rhizocephalen. *Zool. Anz.*, **38**, pp. 180-185.

ICHIKAWA, A., et YANAGIMACHI, R., 1958. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I. The nature of the « testes » of *Peltogasterella socialis* Krüger. *Annot. Zool. Japon*, **31**, pp. 82-96.

ICHIKAWA, A., et YANAGIMACHI, R., 1960. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. II. The reproductive function of the larval (cypris) males of *Peltogaster* and *Sacculina*. *Annot. Zool. Japon*, **33**, pp. 42-56.

KRÜGER, P., 1940. — Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Cirripedia, pp. 1-560.

REINHARD, E., et STEWART, T., 1956. — The hermaphroditic nature of *Thompsonia* (Crustacea Rhizocephala) with the description of *Thompsonia cubensis*, n. sp. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, **23**, pp. 162-168.

SMITH, G., 1906. — Rhizocephala. *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*, 29. Monogr., pp. 1-123, 8 pl.

YANAGIMACHI, R., 1961. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. III. The mode of sex-determination in *Peltogasterella*. *Biol. Bull.*, **120**, pp. 272-283.

YANAGIMACHI, R., 1961. — Life-cycle of *Peltogasterella*. *Crustaceana*, **2**, pp. 183-186.